

Ursidenphylogense und Biostratigraphie¹⁾

Von Erich Th en i u s

(Paläontologisches Institut der Universität Wien)

Phylogenie und Biostratigraphie sind zwei Wissensgebiete, die vornehmlich Arbeitsgebiet des Paläontologen bilden, indem die Fossilien die Grundlagen darstellen. Entsprechend dieser Tatsache stehen bei den phylogenetischen Untersuchungen Skelettelemente im Vordergrund und die aufgestellten Reihen sind hauptsächlich Schädel- und Gebißreihen. Freilich gilt dies nicht ausschließlich, wie etwa die Untersuchungen T. Edingers über die Gehirnentwicklung (Paläoneurologie) innerhalb verschiedener Säugetiergruppen zur Tertiärzeit gezeigt haben.

Eine zusammenfassende Darstellung der Ursidenphylogense auf Grund des Gebisses hat Erdbrink (1953) gegeben. Wenn an dieser Stelle noch einmal dieses Thema berührt sei, so vor allem deshalb, weil Erdbrink sich auf die altweltlichen Bären beschränkt hat.

Die Ursiden sind, geologisch gesehen, eine junge Gruppe, deren Fossilgeschichte recht gut bekannt ist und die dadurch auch für die Biostratigraphie Bedeutung besitzen. Phylogenie und Biostratigraphie sind nämlich enger miteinander verknüpft als es scheinen mag. Denn die Grundlage für echte Leitfossilien bilden Ahnenreihen, bei denen Zeitpunkt des ersten Auftretens und des Verschwindens bekannt sind.

Die ältesten Ursiden sind aus dem älteren Miozän (Burdigalium) als kleine, fuchsgröße Formen (*Ursavus elmensis*) bekannt. Die fossilen Ursiden lassen sich zur Stratifizierung von Jungtertiär und Quartär verwenden.

Die Phylogense der Bären ist mit verschiedenen Problemen verknüpft, die vor allem die Zugehörigkeit bestimmter Formen zu den Bären, die Zahl der Stämme innerhalb der Ursiden und schließlich ihre Herkunft betreffen. *Aeluropoda melanoleuca*, der große Panda, einst vielfach als Urside angesehen, ist ein Verwandter von *Ailurus* und damit ein Ailuride. Die jungtertiären Hemicyoniden (*Hemicyon*, *Dinocyon* usw.) bilden einen ausgestorbenen Seitenstamm und verhalten sich dadurch ähnlich wie die ebenfalls erloschenen Agriotheriinen (= Hyaenarctinae: *Agriotherium*, *Indarctos*, *Agriarctos*). Die gegenwärtig lebenden Bären gehören zwei Unterfamilien an, den Tremarctinae und den Ursinae.

¹⁾ Vortrag, der in etwas gekürzter Form am 8. 9. 1958 vor der Hauptversammlung der deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Kiel gehalten wurde.

Die Herkunft des Bären schien seit den Untersuchungen Schlossers (1899) geklärt, der sie von *Ursavus* aus dem Miozän ableitete. Nach Kretzoi (1945) kommt *Ursavus* wegen eines Proentoconides am M_1 nicht als Stammform der rezenten Ursiden in Betracht, denn dieser Höcker ist bei den geologisch ältesten Ursusarten nur schwach angedeutet oder er fehlt. Die geologisch ältesten Ursusarten sind aus dem Jungpliozän (Piacentium - Astium) bekannt geworden (*Ursus böckhi* = *rusciniensis*). Immerhin ist bei den geologisch jüngsten (altpliozänen) *Ursavus*-Arten das Proentoconid schwächer entwickelt als bei den miozänen Formen, so daß m. E. durchaus ursavusartige Formen als Stammformen der rezenten Ursiden in Betracht kommen (vgl. Erdbrink 1953).

Auch der P^4 bietet keine Schwierigkeiten für diesen stammesgeschichtlichen Zusammenhang. Dieser Zahn besitzt bei den geologisch ältesten *Ursavus*-Arten (*Ursavus elmensis* des Burdigalium, *U. brevihinus* des Vindobonium) einen mit eigenem Wurzelast ausgestatteten Innenhöcker, der wie bei allen übrigen Carnivoren vor der Zahnmitte gelegen ist und als Deuteroconus bezeichnet wird. Bei den rezenten Ursiden liegt der Innenhöcker hinten und seine Wurzel ist mit dem rückwärtigen äußeren Wurzelast verschmolzen. Zwischen diesen Stadien vermitteln die altpliozänen *Ursavus*-Arten (*Ursavus ehrenbergi*; s. Thenius 1947) und jungpliozänen *Ursus*-Arten (*Ursus böckhi*; s. Maier von Mayerfels 1929), indem der Innenhöcker in der Zahnmitte gelegen ist und noch einen eigenen Wurzelast besitzt. Durch diese stammesgeschichtliche Verschiebung ist die Homologisierung des Innenhöckers des P^4 bei *Ursavus* und *Ursus* bestätigt. Diese Verlagerung des Innenhöckers kann mit der omnivoren Ernährungsweise in Zusammenhang gebracht werden, die zu einer Reduktion der Brechschere (P^4/M_1) und zu einer Verbreiterung der Kaufläche (der Molaren) führt. Durch den caudal verschobenen Deuteroconus des P^4 wird eine mehr oder weniger einheitliche Kaufläche mit den anschließenden und entsprechend verbreiterten Molaren erzielt.

Bemerkenswert ist, daß die rückwärtige Wurzel des P^4 von *Tremarctos ornatus* zwei getrennte Pulpakanäle besitzt (für den Wurzelast des Innenhöckers und den hinteren äußeren Wurzelast), die bei den übrigen rezenten Bären untereinander verschmolzen sind. Gelegentlich tritt bei *Ursus spelaeus*, dem jungeszeitlichen Höhlenbären, ein getrennter innerer Wurzelast auf.

Schädel und Gebiß weisen dem südamerikanischen Brillenbären (*Tremarctos ornatus*) eine Sonderstellung innerhalb der lebenden Bären zu, die für eine frühe Abspaltung sprechen (s. Abb. 1). Dies wird auch durch *Plionarctos edensis* aus der Mount Eden-Formation von Kalifornien (Frick 1926) bestätigt, der im Gebiß eindeutig Tendenzen zu *Tremarctos* und zu den pleistozänen Kurzschnaubären (Arctotherien) aufweist und der auf miozänen Ursavusformen zurückzuführen ist, die auch aus Nordamerika bekannt geworden sind. Die Arctotherien (= "Arctodontinae"), die im jüngeren Pleistozän

in Nord- und Südamerika verbreitet waren, starben mit dem Ende der Eiszeit aus. *Tremarctos* war im Pleistozän auch in Nordamerika verbreitet. Ein genetischer Zusammenhang zwischen Brillen- und Schwarzbären (*Euarctos* = "Selenarctos"), wie ihn Simpson (1945) annimmt, besteht ebensowenig, wie zwischen Brillen- und Malayenbären (*Helarctos*). Etliche Gemeinsamkeiten zwischen diesen beiden Formen sind bloß altertümliche Merkmale, die sich aus dem gemeinsamen Ursprung erklären lassen.

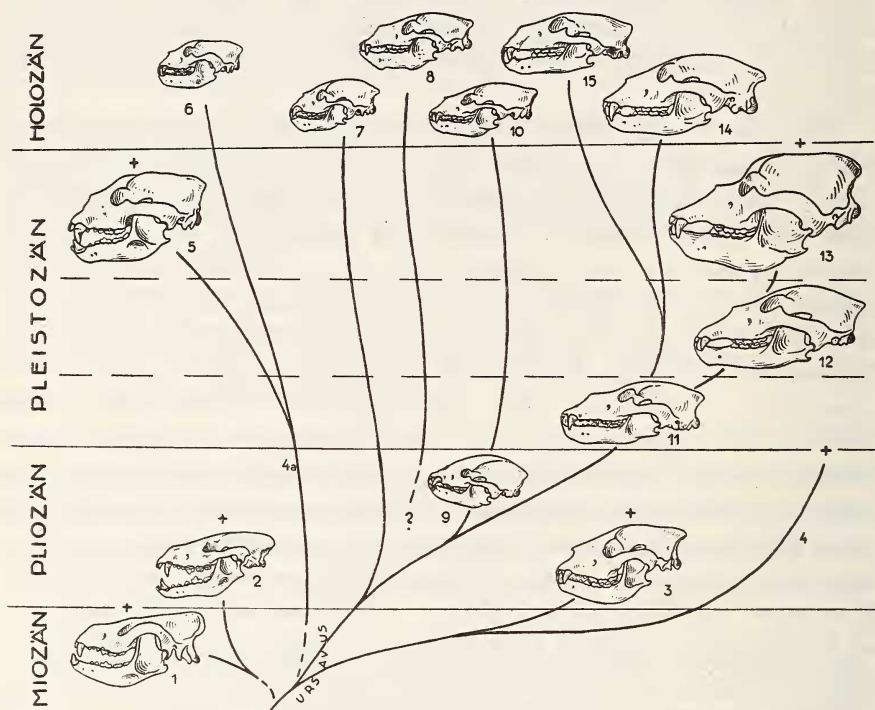


Abb. 1: Stammbaum der Ursiden (Schema) mit den wichtigsten Vertretern der Hemicyoninae (1,2), Agriotheriinae (3,4), Tremarctinae (4a-6) und Ursinae (7-15). Fig. 1: *Hemicyon*, 2: *Dniocyon*, 3: *Indarctos*, 4: *Agriotherium*, 4a: *Plionarctos*, 5: *Arctotherium*, 6: *Tremarctos*, 7: *Helarctos*, 8: *Melursus*, 9: *Ursus (Protarctos) böckhi*, 10: *Ursus (Euarctos) thibetanus*, 11: *Ursus etruscus*, 12: *Ursus deningeri*, 13: *Ursus spelaeus*, 14: *Ursus arctos*, 15: *Ursus maritimus*. Sämtliche Schädel im gleichen Größenverhältnis (Original).

Aber auch mit den altpleistozänen europäischen Kleinbären, die seit Kretzoi (1938) als *Plionarctos stehlini* in der Literatur aufscheinen, besteht keinerlei phylogenetischer Zusammenhang. *Plionarctos stehlini* Kretzoi ist ein Angehöriger der Schwarzbären und seine gültige nomenklatorische Bezeichnung lautet *Ursus (Euarctos) mediterraneus* F. Major (s. Thenius 1958). Die durch Bate (1937) vertretene Auffassung, diese Art als Klein-

form des Braunbären anzusehen, trifft — zumindest für die Typusform von Elba und die in Mitteleuropa und Jugoslawien verbreitete Art — nicht zu.

Innerhalb der Ursinae lassen sich gegenwärtig drei Gattungen unterscheiden: *Helarctos*, *Melursus* und *Ursus*. *Helarctos malayanus*, der Malayen- oder Sonnenbär, zählt zu den primitivsten lebenden Bären und entspricht im Evolutionsgrad des Molarengebisses weitgehend miozänen *Ursavus*-Arten. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß Keime des M_1 ein deutliches Proentoconid besitzen, das an bereits schwach angekauften Exemplaren nicht mehr sichtbar ist. Allerdings hat der zu *Helarctos* führende Stamm seit dem Pliozän zahlreiche Spezialisierungen erfahren, welche die rezente Art als einen hochspezialisierten Bären erkennen lassen. *Helarctos malayanus sinomalayanus* aus dem Mittelpleistozän von China (s. Thenius 1947) zeigt die einstige, weite Verbreitung von *Helarctos* (vgl. von Koenigswald 1935). Es handelt sich um eine etwas primitivere und im Gebiß größere Form als *Helarctos m. malayanus*, ohne daß sie jedoch als direkte Ahnenform der rezenten Form betrachtet werden kann.

Ähnliches wie für *Helarctos* gilt für den Lippenbären (*Melursus ursinus*), dessen phylogenetische Stellung allerdings infolge starker, in Zusammenhang mit der Lebensweise stehenden Spezialisierungen schwieriger zu beurteilen ist. Die Spezialisierung betrifft besonders die Schnauzenpartie. Immerhin muß auch für ihn eine Trennung vom Hauptstamm seit dem Pliozän angenommen werden.

Innerhalb *Ursus* sind zwei oder drei Untergattungen zu unterscheiden. Die gegenwärtig in Süd-, Ostasien und Nordamerika verbreiteten Schwarzbären (Subgenus: *Euarctos* syn. *Selenarctos* mit *E. thibetanus* und *E. americanus*) bilden einen Formenkreis, der sich seit dem Ältestquartär kaum verändert hat. Im allgemeinen primitiver als die Braunbären, treten typische Schwarzbären bereits im Ältestquartär (Villafranchium) Eurasiens auf (*Ursus "etruscus"* Teilhard & Piveteau 1930 aus Nihowan, vgl. Thenius 1947, S. 207). Im europäischen Altquartär sind *E. mediterraneus* (= *schertzi* = *stehlini*), im asiatischen Pleistozän *E. angustidens* als Vertreter der Kragenbären verbreitet. *Ursus (Euarctos) americanus*, der Baribal, ist bloß ein etwas fortschrittlicher Angehöriger der Schwarzbären.

Der Eisbär (*Ursus [Thalarctos]*²⁾ *maritimus*) besitzt ein sekundär vereinfachtes Gebiß, was in Zusammenhang mit der ausschließlich carnivoren Ernährungsweise steht. Es handelt sich um einen Stamm, der bereits die Evolutionshöhe von *Ursus* (s. str.) erreicht hatte (vgl. Thenius 1953). Bemerkenswert ist auch das häufige Auftreten von Bastarden zwischen Braun- und

²⁾ Wie mich Herr Prof. Dr. H. Pohle aufmerksam macht, ist die subgenerische Abtrennung von *Ursus* (s. str.) nicht notwendig. Dafür sprechen auch die neuesten serologischen Ergebnisse, auf die mich Herr Dipl.-Ing. K. Bauer hinweist.

Eisbären. Die Entstehung des Eisbären fällt demnach in das Altquartär und zeigt, daß es sich um ein junges „nordisches“ Element handelt.

Die Braunbären (*Ursus s. str.*) bilden gegenwärtig die formenreichste Gruppe, was auch in Zusammenhang mit dem geologischen Alter steht. Der nordamerikanische Grizzly (*Ursus horribilis*) ist ein Braunbärenverwandter. Die Stammform von *Ursus arctos* (Braunbär) bildet *Ursus etruscus* aus dem Ältestquartär, aus dem sich auch der Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) entwickelt hat, dessen altquartärer Vorläufer als *Ursus deningeri* beschrieben wurde³⁾. Bemerkenswert ist die außerordentliche Variabilität des *deningeri*- und *spelaeus*-Formenkreises, die seinerzeit Anlaß war, zahlreiche Arten auszuscheiden. Von Domestikationserscheinungen beim Höhlenbären, wie sie auf Grund der Untersuchungen von O. Abel und O. Antonius angenommen wurden (Lorenz 1954, s. 160), kann jedoch keine Rede sein. Der Höhlenbär war fast ausschließlich Pflanzenfresser, wie Gebiß, dessen Abkautung und Pathologie, Körpergröße usw. schließen lassen. *Ursus spelaeus* stirbt mit dem Ende der Eiszeit aus.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß innerhalb der Ursiden gleichartige „Tendenzen“ zu beobachten sind und daß die rezenten Bären, phylogenetisch gesehen, auf verschiedener Evolutionshöhe stehen.

Die Abbildung 2 zeigt an Hand des M² das zeitliche Auftreten verschiedener Ursiden. Sie sind für die Stratifizierung des Jungtertiärs gut geeignet. Für die feinere Gliederung des Quartärs kommt ihnen nur beschränkt Wert zu. Dafür sind Kleinsäuger (populationen) besser geeignet.

Summary.

The recent bears are divided in two subfamilies (Tremarctinae and Ursinae). The common ancestor genus is *Ursavus* from the Miocene. *Tremarctos* and the Artotheres are restricted on the New World. There are no relationships between the *Tremarctos ornatus* and the Tibetan Bear (*Ursus [Euarctos] thibetanus*) and the Sun Bear (*Helarctos malayanus*).

The Ursinae contain three genera (*Helarctos*, *Melursus* and *Ursus*). The Tibetan Black Bear and the American Black Bear form a „Formenkreis“, which is a subgenus of *Ursus*. The Polar Bear is a specialised descendant from the Brown Bears. The Brown Bears are the youngest forms in geological time and show in recent time a great variability. The Cave Bear (*Ursus spelaeus*) of the Late Pleistocene is a specialised member of the Brown Bears.

³⁾ Kurten (1956) sieht in diesem Formenkreis die gemeinsame Stammform von Braun- und Höhlenbär. Es handele sich um eine gemeinsame Population, deren Endformen einerseits zu Braun- und andererseits zu Höhlenbären führten. Die Trennung zwischen Braun- und Höhlenbären sei demnach erst im Altquartär erfolgt.











MIOZÄN			PLIOZÄN		PLEISTOZÄN		HOLOZÄN	M ²	ART
BUR-DIGAL	VIN-DOBON	SAR-MAT	PAN-NON	ASTI + PIAZ.	ÄLTEST-	ALT-			
—	—	—	—	—	—	—	—		URSAVUS ELMENSIS
—	—	—	—	—	—	—	—		URSAVUS BREVIRHINUS
—	—	—	—	—	—	—	—		URSAVUS DEPERETI
—	—	—	—	—	—	—	—		INDARCTOS DIV. SP.
—	—	—	—	—	—	—	—		AGRIOTHERIUM (=HYAENARCTOS) DIV. SP.
—	—	—	—	—	—	—	—		PROARCTOS BOECKHI
—	—	—	—	—	—	—	—		URSUS ETRUSCUS
—	—	—	—	—	—	—	—		URSUS DENINGERI
—	—	—	—	—	—	—	—		URSUS SPELAEUS
—	—	—	—	—	—	—	—		URSUS ARCTOS

Abb. 2: Zeitliche Verbreitung wichtiger Ursiden, erläutert an Hand des M².
Links zeitliches Auftreten.

Literatur:

- Bate, D. M. A. (1937). — The fossil fauna of the Wady el Mughara Caves. — In: The Stone age of Mt. Carmel. — I, Pt. II. Paleontology, 139—240, Oxford.
- Erdrbrink, D. P. (1953). — A review of fossil and recent bears of the Old World, with remarks on their phylogeny based on their dentition. — Proefschrift, 1—597, Deventer.
- Frick, C. (1926). — The Hemicyoninae and an American Tertiary bear. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 56, Art. 1, 1—119.
- Koenigswald, G. H. R. von (1935). — Eine fossile Säugetierfauna mit Simia aus Südchina. — Proceed. Kon. Akad. Wetensch. 38, 872—879.
- Kretzoi, M. (1938). — Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauuna. — Annal. Mus. Nation. Hungar. 31, pars miner., geol. et palaeont., 88—157.
- (1945). — Bemerkungen über das Raubtiersystem. — Ibid. 38, No. 4, 59—83.
- Kurten, B. (1956). — Grottbjörnen. — Finlands Natur, 15—23.
- Lorenz, K. (1954). — Psychologie und Stammesgeschichte. — In: Evolution der Organismen, 2. Aufl. 131—172, Stuttgart.
- Maier, von Mayerfels, St. (1929). — Zur Stammesgeschichte der europäischen Bären. — N. Jb. f. Miner. etc., Beil. Bd. 62, 325—332.
- Schlosser, M. (1899). — Über die Bären und bärenähnlichen Formen aus dem europäischen Tertiär. — Palaeontographica 46, 95—143.
- Simpson, G. G. (1945). — The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 85, 1—350.
- Thenius, E. (1947). — Bemerkungen über fossile Ursiden (Mamm.). — Sb. österr. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 156, 201—203.
- (1953). — Zur Analyse des Gebisses des Eisbären (Ursus/Thalarchos/maritimus Phipps 1774). — Säugetierkundl. Mitt. 1, 1—7.
- (1958). — Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Opcina (Jugoslawien) nebst Bemerkungen zur Phylogenese der plio-pleistozänen Kleinbären. — Razprave Slovenska Akad. Znan. in Umetn. 4, 633—646, Zagreb.
- Viret, J. (1954). — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa de mammifères villafranchiens. — Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. 4, 1—200.